Über

histo- und organogenetische Vorgänge

bei den

Regenerationsprocessen der Naiden.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Rostock

vorgelegt von

Paul Hepke,

prakt. Thierarzt in Hundsfeld.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Mit zwei lithographischen Tafeln.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1897.

Referent: Herr Professor Dr. Will.

(Separat-Abdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie«. LXIII. Bd. 2. Heft.)

Meinen theuren Eltern

in Liebe und Dankbarkeit.

Die naidomorphen Oligochäten besitzen bekanntlich in hohem Maße die Fähigkeit, Organe und Körpertheile, deren sie verlustig gegangen sind, zu reproduciren, so dass ein Individuum dieser Familie sich immer wieder zu einem vollständigen Thiere ergänzt, sobald es bis zu einem gewissen Grade irgend welcher Körpertheile beraubt wird.

In der freien Natur erleiden die Naiden derartige Verstümmelungen außerordentlich häufig durch diejenigen Thiere, welchen sie zur Nahrung dienen, und bei der Zartheit und Form des Naidenkörpers ist es erklärlich, dass eine solche Verletzung selten als einfaches Trauma ausfällt, sondern meist einer vollständigen Amputation irgend eines Körpertheils gleichkommt, verursacht durch die Beißwerkzeuge des naidenfressenden Thieres. Dass hierbei die Art der Amputationswunde hinsichtlich ihrer Lage und Beziehung zur Längsachse des Thierkörpers die mannigfachsten Verschiedenheiten aufzuweisen vermag, ist ebenfalls denkbar.

Experimentell lassen sich solche Amputationen durch Anlegen von Schnitten am Naidenkörper nachahmen, die in eben so verschiedenen Körperregionen und Richtungen zur Längsachse desselben angebracht werden können, und alsdann ist auch hier unter geeigneten Bedingungen eine vollständige Regeneration der fehlenden Körpertheile die Folge.

I. Litterarisches.

Mit Regenerationsprocessen im Allgemeinen hatte sich im vorigen Jahrhundert bereits TREMBLEY beschäftigt, welcher seine Versuche an Süßwasserhydren machte. Ihm folgten dann bald BONNET (1) und RÉAUMUR (13) mit ihren Experimenten an Regenwürmern und späterhin hauptsächlich O. F. MÜLLER (10), DUGÈS (5), LEUCKART (9) und QUATREFAGES (11).

Unter den Autoren, welche in neuerer Zeit die Regeneration zum Gegenstande ihrer Untersuchungen machten, sind besonders SEMPER (14, 15) und BÜLOW (3, 4) zu nennen.

Ersterer giebt in seinem Werke über die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere (14) an, dass in dem auswachsenden Afterende einer Nais der centrale Theil des Nervensystems (Centralganglion) durch eine ungegliederte Ektodermverdickung entsteht, dass dagegen die beiden seitlichen Ganglien (Spinalganglien) aus den medialen Partien der Mesodermplatten sich entwickeln und erst sekundär mit dem Centralganglion verwachsen.

Bezüglich der Knospung der Naiden gelangt SEMPER in derselben Arbeit zu folgenden Schlüssen:

Die Knospungszone der Naiden, welche sich aus der Rumpfzone des vorderen und der Kopfzone des hinteren Zooids zusammensetzt, entsteht durch Vermehrung und Einwucherung der Epidermiszellen im Bereiche der Seitenfelder.

Das neue Mesoderm der Knospungszone bildet sich durch Wucherung vom Ektoderm her in Form von Platten, welche später in Ursegmente zerfallen.

Das Wachsthum des Darmes in der Knospungszone geschieht durch Auftreten von Zellnestern in der Darmwandung.

In der Rumpfzone decken sich die weiteren Entwicklungsvorgänge, besonders auch die des Nervensystems, genau mit denen im wachsenden Schwanzende. Die Kopfzone dagegen hat keine neurale Ektodermverdickung aufzuweisen; jedoch wächst hier das vorderste centrale Rumpfganglion in diese Zone hinein.

Der Schlundring und zum Theil das obere Schlundganglion entsteht aus dem Kopfkeimstreifen; zur Bildung des dorsalen Theiles des Schlundringes tragen außerdem noch zwei Sinnesplatten bei, welche gesondert aus dem Ektoderm hervorgehen.

Der Schlundkopf entsteht durch Verschmelzung zweier meso-

dermal entstandener »Kiemenganghöhlen« mit dem Darm, der Mund durch Einsenkung des Ektoderms gegen den Schlundkopf hin.

Bülow fasst in seinem Werke über die Keimschichten im wachsenden Schwanzende von Lumbriculus (3) seine Resultate in folgenden Sätzen zusammen:

1) Das Mesoderm entsteht durch Einwucherung von Zellen, welche aus der Übergangsstelle von Ektoderm und Entoderm ihren Ursprung nehmen.

2) Das mittlere Keimblatt bildet bald zwei Mesodermkeimstreifen, welche sich früher gliedern als die neurale Ektodermverdickung.

3) Der centrale Theil des Bauchnervensystems, dessgleichen die Spinalganglien entstehen aus einer paarigen Ektodermanlage; es kommen zu dem nervösen Theil des Bauchnervenstranges vom Lumbriculus keine mesodermalen Elemente hinzu, wie Semper dies für die Naiden angiebt.

Ferner sagt er: »Die Muskelplatten und die sonstigen muskulösen Elemente sind mesodermalen Ursprungs, dessgleichen Segmentalorgane, Leberzellen und Blutgefäßsystem. — Die Borsten und nervösen Seitenlinien stammen aus dem Ektoderm, ihre Nebenapparate (Muskulatur) aus dem Mesoderm.«

Ein zweites Werk von Bülow (4) sowie ein solches von Semper (15) behandeln die Frage der Regeneration nach einer ganz anderen Richtung hin als die vorliegende Arbeit; dasselbe gilt hinsichtlich der späteren Abhandlungen von Fraisse (6), Braem (2), Giard (7) und Hescheler (8).

Dagegen schließt sich eine Arbeit von Randolph (12) in ihren Resultaten der erstgenannten von Bülow (3) im großen Ganzen an. Nur soll nach Randolph das Mesoderm aus großen Peritonealzellen, sogenannten »Neoblasten« (Semper's »Chordazellen«) hervorgehen, nicht aber aus der Übergangsstelle von Ektoderm und Entoderm.

Erst nach Abschluss dieser meiner Arbeit erschienen einige andere sich mit dem gleichen Gegenstande beschäftigende Abhandlungen, die hier kurz diskutirt werden mögen.

Zunächst kommt eine Arbeit von Rievel über »die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden« (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII, 1896, p. 289—339) in Betracht, durch deren Erscheinen ich mich veranlasst sah, die Resultate meiner nachfolgenden Abhandlung in Form einer vorläufigen Mittheilung (Zool. Anzeiger Nr. 250, 1896) zu veröffentlichen.

Die Untersuchungen Rievel's führen hinsichtlich der Naiden

zu folgenden, in wesentlichen Punkten von den meinigen abweichenden Resultaten:

Am Hinterende tritt kurze Zeit nach der Durchschneidung des Thieres ein Verschluss sowohl der Körperwand als auch des Mitteldarmes ein, so dass letzterer innerhalb der nunmehr geschlossenen Leibeshöhle als Blindsack endigt. Herbeigeführt wird dieser Verschluss durch »Granulationsgewebe«, welches aus den vorhandenen Mesenchymelementen entsteht und in dem Rievel mehrere Arten von Zellen unterscheidet; nur eine dieser Zellenarten kommt konstant an einer bestimmten Stelle vor, die übrigen sind als nicht besonders lokalisirt beschrieben.

Der in seinem Endtheil geschlossene Darm wächst nun weiter nach hinten, gelangt durch das zur Seite tretende Granulationsgewebe bis zum Körperepithel und durchbricht auch dieses, während seine Wandungen mit der Körperwand in Verbindung treten und gleichzeitig diejenigen Zellen, welche seinen Verschluss bewirken, aus einander weichen, so dass nunmehr das Darmlumen mit der Außenwelt kommunicirt. Der Darm wuchert darauf noch eine kurze Strecke weit über das Körperende hinaus, zieht sich aber bald wieder zurück, womit dann die Regeneration des Enddarmes einschließlich des Anus ihr Ende erreicht hat.

Die Wiederherstellung des Vorderdarmes und Mundes findet in ganz analoger Weise statt, nur mit dem Unterschiede, dass sich hier die Regenerationsvorgänge durch die Ausbildung des birnförmigen Pharynx ein wenig kompliciren.

Es entsteht also nach Rievel der Vorder- und Enddarm der Naiden bei der Regeneration aus dem Entoderm, und die Neubildung des Mundes und Afters geht durch Verschmelzung des Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel von statten, ohne dass sich hierbei eine Einstülpung des letzteren betheiligt.

Hieraus geht hervor, dass sich die Resultate Rievel's — Regeneration des neuen Verdauungstractus aus dem Entoderm — und die meinigen — Entstehung desselben aus dem Ektoderm — schroff gegenüber stehen.

Zur Beleuchtung dieser Verhältnisse will ich hier lediglich hervorheben, dass dasjenige neue Gewebe, welches Rievel schlechthin als »Granulationsgewebe« bezeichnet, keineswegs nur so einfach aus mehreren durch einander liegenden Zellsorten besteht, sondern dass sich dasselbe aus den in meiner Abhandlung ausführlicher beschriebenen, geradezu typisch auftretenden, knospenartigen Organanlagen

zusammensetzt, die schon sehr früh als solche zu erkennen sind und in dem steten Zusammenhange ihrer Basis mit dem Ektoderm ein untrügliches Kriterium für ihre ektodermale Herkunft besitzen. Diese Anlagen wachsen dann mit ihren freien Enden in der Richtung nach der Amputationsstelle des von ihnen zu regenerirenden Organs hin, bis sie schließlich letzteres erreichen und sich mit ihm verbinden.

Wohl habe auch ich in meiner Abhandlung angegeben, dass der alte Darm an seiner Durchschneidungsstelle einige neue Zellen bildet; allein diese haben anscheinend nur den Zweck, den Darm gegen die Leibeshöhle hin abschließen zu helfen; für die Förderung der Regeneration selbst ist das Auftreten dieser wenigen Zellen nahezu bedeutungslos.

Die nebenher erwähnte Beobachtung Rievel's, dass das obere Schlundganglion vom Körperepithel, also vom Ektoderm regenerirt wird, stimmt mit meiner Erfahrung überein; jedoch muss ich der Behauptung, dass das untere Schlundganglion sich durch Theilung derjenigen Zellen ergänzt, welche noch von dem (— wahrscheinlich durchschnittenen —) Ganglion übrig geblieben sind, ganz entschieden widersprechen, und da dieser Punkt von Rievel mehr als Nebensache behandelt wird, so kann ich hinsichtlich desselben nur auf die diesbezüglichen Stellen meiner Arbeit verweisen.

Während sich nun aber zwischen Rievel's Resultaten und den meinigen fundamentale Unterschiede zeigen, führt eine Arbeit von Auguste Michel, »Sur le bourgeon de régénération caudale chez les Annélides« (Labor. d'Evolution. — Sorbonne — Paris, 7. et 14. Décembre 1896), fast zu denselben Ergebnissen wie meine Versuche.

Michel sagt am Schluss dieser Arbeit der Hauptsache nach Folgendes: »Die Regenerationsknospe ist ektodermalen Ursprungs, d. h. die Epidermis erzeugt durch Proliferation ein indifferentes Gewebe, welches sich späterhin differenzirt, und zwar entsteht aus den oberflächlichen Zellen das neue Ektoderm und Entoderm, aus Zellen aber, welche in das Innere eingedrungen sind, Muskelbündel, Bindegewebe, Gefäße etc.«

Was die Bildungsweise des Nervenstranges anbelangt, so behauptet Michel, dass derselbe bei den Polychäten ektodermal entstehe, bei den Oligochäten dagegen mesodermal; er scheint jedoch hier den Ausdruck »mesodermal« nicht in rein entwicklungsgeschichtlichem Sinne zu gebrauchen, sondern damit nur topographisch (»simple expression topographique sans grande valeur«) die weiter innen befindliche Lage des betreffenden Gewebes andeuten

zu wollen, zumal er dasselbe als eine »innere ventrale Masse« bezeichnet, »welche noch eben so indifferent ist als das neue Ektoderm«.

In dieser Auffassung bestärkt mich andererseits auch noch der Umstand, dass MICHEL bei der Erwähnung derjenigen in das Innere eindringenden Zellmassen, welche Muskelbündel, Bindegewebe, Gefäße, also ausgesprochen mesodermale Gebilde produciren, vom Mesoderm gar nichts verlauten lässt.

Wenn ich daher MICHEL richtig verstehe, so will er mit der »inneren ventralen Masse«, welche bei den Oligochäten den Nervenstrang bildet und die er »mesodermal« nennt, sicherlich nichts Anderes bezeichnen als die ektodermale Neuralanlage, welche das Ektoderm mit der Durchschneidungsstelle des alten Nervenstranges verbindet. Demnach würden sich unsere Resultate dann auch in diesem Punkte decken.

Ferner giebt F. v. WAGNER in einer Mittheilung über die »Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus« (Zool. Anzeiger vom 15. März 1897, Bd. XX, Nr. 526, p. 69—70) an, dass hier die zuerst entstehende und als Mund bezeichnete Öffnung an der Berührungsstelle des Ektoderms mit dem regenerirten und an die Oberhaut herangewachsenen entodermalen Darmabschnitt nur provisorische Bedeutung besitzt. Diese Mundöffnung schließt sich nämlich später wieder, und es erfolgt dann eine fortschreitend tiefer greifende, trichterförmige Einsenkung des Ektoderms, wodurch es zur Bildung eines typischen Stomodäums und eines definitiven Mundes kommt, welcher mit der früheren, provisorischen Mundöffnung nichts gemein hat.

Wie aus meinen Befunden hervorgeht, fällt bei den Naiden das Auftreten einer derartigen provisorischen Mundöffnung vollständig weg. Hier persistirt stets die erste Mundöffnung als definitiver Mund, welcher durch trichterförmige Einsenkung des Ektoderms und Zusammenfließen des Lumens derselben mit dem Pharyngeallumen zu Stande kommt.

Die Entwicklungsweise des Mundes der Naiden entspricht also nur derjenigen, welche nach v. WAGNER beim Entstehen des definitiven Mundes von Lumbriculus in die Erscheinung tritt.

II. Präparationsmethode.

Um an den Naiden in bequemer Weise die Amputation vornehmen zu können, legte ich sie auf Objektträger. Dann führte ich

den Schnitt meist quer durch die Mitte des Thierkörpers, brachte hierauf die Objekte in geeignete, kleine Aquarien und präparirte sie in den verschiedenen Stadien der Regeneration behufs Anfertigung von Schnitten für die mikroskopische Untersuchung folgendermaßen:

Zuerst übergoss ich die in Regeneration befindlichen Thiere auf einer größeren Glasplatte mit kochender, koncentrirter Sublimatlösung. Nachdem diese erkaltet war, legte ich die Objekte in ein Uhrschälchen mit destillirtem Wasser von 42° C., worin sie 5 Minuten lang verblieben. Alsdann übertrug ich dieselben in Pikrokarminum Chun (das Recept hierfür ist noch nicht publicirt), welches sich speciell für meine Untersuchungszwecke als ganz vorzügliches Färbemittel erwies. Diese Flüssigkeit wurde nun mit den Präparaten auf 42° C. erwärmt und 8 bis 10 Minuten lang in dieser Temperaturhöhe erhalten.

Darauf wusch ich die Objekte zuerst in kaltem, dann in warmem Wasser von 42° C. aus und brachte sie hinter einander für die Dauer von je 2 Minuten in 40-, 70- und 90procentigen und zuletzt zweimal in absoluten Alkohol von stets 42° C. Nachdem der zuletzt verwendete Alkohol bis zur Zimmertemperatur abgekühlt war, führte ich die Präparate in Terpentinöl über, welches ich langsam auf ca. 40° C. erwärmte.

Die Erwärmung wurde stets im Uhrschälchen vorgenommen und durch öfteres Aufsetzen desselben auf die obere Handfläche kontrollirt. Wird hierbei ein gerade noch warmes, aber nicht stechendes Gefühl erzeugt, so ist die gewünschte Temperatur von annähernd 42° C. erreicht.

Nach der Behandlung mit Terpentinöl bettete ich die Objekte auf die herkömmliche Weise in Paraffin ein, zerlegte sie je nach Bedarf in Sagittal-, Transversal- und Frontalschnitte von durchweg $^1/_{200}$ mm Dicke und verarbeitete sie alsdann zu Dauerpräparaten.

Die Objekte, an welchen ich meine Studien machte, stammten aus Gräben und Tümpeln in der Nähe der Oder bei Breslau; sie gehörten vorwiegend Nais elinguis an, und nur selten fanden andere Nais-Arten (proboscidea und longiseta) Verwendung.

Von meinen Präparaten sind einige im Winter, andere im Sommer hergestellt worden, und da diese sich unter einander ergänzen, so kann ich im Folgenden die einzelnen Stadien der Regeneration nicht als nach numerisch bestimmten Zeiträumen eintretend angeben zumal durch die bisherigen Forschungen festgestellt ist, dass die Regeneration im Sommer bedeutend schneller von statten geht als

im Winter. Auch einige andere kleine Unterschiede, wie z. B. der, ob die Amputation in der vorderen oder hinteren Körpergegend oder an einem geschlechtsreifen oder im Zustande der Knospung befindlichen Individuum vorgenommen worden ist, haben wohl etwas Einfluss auf die Gesammtdauer des Regenerationsprocesses, keineswegs aber auf die Reihenfolge sowie die Art und Weise des Verlaufs der histo- und organogenetischen Vorgänge. Ich lasse daher diese Unterschiede, sofern sie sich lediglich auf die Dauer des ganzen Regenerationsprocesses oder seiner einzelnen Phasen beziehen, vollkommen unberücksichtigt.

III. Eigene Beobachtungen.

A. Verschluss der Wundränder.

Sobald einer Nais ein Theil ihres Körpers amputirt worden ist, ganz gleich ob Kopf- oder Schwanzende, geht Folgendes vor sich:

Zunächst findet eine heftige Kontraktion der Cirkularmuskelfasern statt, welche in der Nähe der Durchschneidungsstelle gelegen sind. In Folge dessen werden die Wundränder der Körperwand, die in ihrer Gesammtheit ungefähr einem Kreise entsprechen, einander so sehr genähert, dass die Leibeshöhle des Thieres gegen das umgebende Medium hin vollständig abgeschlossen erscheint. Einige Zellen der Epidermis, welche durch den Schnitt etwas gelockert worden waren, dem Wundrande ein zerfetztes Aussehen verleihen und auch dem sofortigen festen Verschluss der Wunde hinderlich sind, werden bald abgestoßen, so dass von denselben schon nach wenigen Stunden nichts mehr zu sehen ist und das betreffende Körperende dann eine mehr oder weniger glatte Außenfläche besitzt (Fig. 1 und 2).

Gleichzeitig mit dem schnellen Verschluss dieser Wundränder findet auch eine Kontraktion des Darmes statt, welche zur Folge hat, dass das Lumen desselben durch Zusammentreten seiner Wundränder, die auch hier einen Kreis repräsentiren, außer Kommunikation mit der Leibeshöhle tritt (Fig. 1).

Mit der Kontraktion des Darmes ist aber auch eine Retraktion desselben verbunden, welche bewirkt, dass sein Ende etwas centralwärts zurücktritt. In Folge dessen erscheint nun das Ende des nicht kontraktilen Nervenstranges dem Körperende etwas näher gelegen als das des Darmes (Fig. 2), und es ist dadurch außerdem zwischen der Durchschneidungsstelle der Körperwand einerseits und der des

Darmes andererseits ein freier Raum geschaffen, welcher nunmehr der Leibeshöhle angehört, an dessen Stelle sich aber früher das Darmrohr befand (Fig. 1 und 2).

Ich verfehle nicht, bei dieser Gelegenheit darauf aufmerksam zu machen, dass RANDOLPH (12) für Lumbriculus hinsichtlich des Verhaltens der Wundränder bei der Theilung des Wurmes angiebt: »The outer wall is curved inward, and the wall of the intestine outward, so as to almost or quite shut in the coelomic cavity of the end somite.« Wir sehen also, dass dort sowohl als auch hier die Leibeshöhle des Thieres nach der Durchtrennung schnell gegen die Außenwelt hin abgeschlossen wird, nur mit dem Unterschiede, dass bei der Theilung von Lumbriculus nach RANDOLPH der Wundrand des Darmrohres mit dem der Epidermis verwächst, in Folge dessen die Kommunikation der Darmhöhle mit der Außenwelt erst gar nicht unterbrochen wird, während bei der künstlichen Zertheilung der Naiden die Wundränder der Epidermis und die des Darmes je für sich allein vernarben, so dass hier das Darmlumen nach der Schnittstelle hin von dem umgebenden Medium abgeschlossen ist.

B. Initialstadium des Regenerationsprocesses.

Hat nun der Naidenkörper auf die Amputation in der oben angegebenen Weise reagirt, so setzen auch bald die regenerativen Vorgänge ein.

Dieselben beginnen sowohl am Kopf- als auch am Schwanzende damit, dass an der Stelle, an welcher sich die Wundränder der Epidermis vereinigt hatten, eine lebhafte Neubildung von Zellen zwischen den alten Epidermiszellen stattfindet. Diese Zellen dokumentiren sich als neu entstanden dadurch, dass ihre Kerne dichter gedrängt stehen und auch stärker gefärbt sind als die der übrigen Epidermiszellen, denen sie in ihrem sonstigen Aussehen ziemlich gleichen. Dieser neue Zellhaufen ist zuerst einschichtig und besitzt die Form einer schwach gewölbten Platte, welche mit ihrer konkaven Innenfläche den freien Raum der Peritonealhöhle im Verein mit den anderen dazugehörigen Gewebsarten umgrenzt und von der aus sehr früh einzelne Zellen in das Innere der Leibeshöhle zu wandern beginnen (Fig. 3).

Kaum aber hat diese ektodermale Zellplatte eine gewisse Größe und Wölbung erreicht, so dass sie nunmehr als »Ektodermkappe« bezeichnet werden kann, so beginnt sie auch schon in die Dicke zu wachsen, und außerdem vergrößert sich die Menge der von ihr aus

in die Leibeshöhle einwandernden Zellen. Diese letzteren verrathen vorläufig noch nicht die Tendenz, irgend eine bestimmte Richtung einzuschlagen. Der Beweis für den ektodermalen Ursprung dieser Zellen dürfte nach meiner Ansicht dadurch erbracht sein, dass sie vom Ektoderm durch keinen Kontour getrennt sind, sondern noch theilweise zwischen den Ektodermzellen stecken; dass dieselben aber neu entstanden sind, zeigt die Häufung und etwas intensivere Färbung ihrer Kerne (Fig. 4).

Die Anfangsstadien der Regeneration entsprechen also hier in so fern denjenigen, welche Semper (14) für die Knospung der Naiden angiebt, als das neue Gewebe ebenfalls durch Wucherung der Epidermis entsteht. Nur findet dort die Einwanderung der neuen Zellen von den Seitenfeldern her statt, während hier die Epidermis erst eine kappenartige, ektodermale Matrix bildet, von der aus die Zellen in die Leibeshöhle eintreten.

C. Weiterer Verlauf der Regeneration.

a) Entwicklung des Neural- und Intestinalapparates.

Sowie sich nun aber die Zahl jener vom Ektoderm her einwandernden Zellen vergrößert, macht sich auch alsbald der erste Unterschied in den Regenerationsvorgängen zwischen Kopf- und Schwanzende bemerkbar, welcher darin besteht, dass die Zellen nicht weiterhin planlos in die Leibeshöhle hineinwandern, sondern an einigen Stellen stärker wuchern und dadurch mehrere Zellgruppen bilden, deren distaler Theil noch mit der Innenfläche der Ektodermkappe in Verbindung steht.

α. Kopfende.

Am Kopfende kann man nun vier solche Zellgruppen unterscheiden. Die eine derselben, welche alle anderen zumeist an Größe übertrifft, liegt etwas ventralwärts von der Längsachse des Thierkörpers, jedoch genau in dessen Sagittalebene (Fig. 5*i* u. 6*i*; die beiden Bilder müssen hier kompensatorisch wirken, da diese längliche Zellgruppe zufällig eine seitliche Biegung beschreibt, so dass sie durch einen Sagittalschnitt nicht im Zusammenhange dargestellt werden konnte). Die zweite Zellgruppe, welche etwas kleiner ist als die vorige, befindet sich ebenfalls in der Sagittalebene, aber ventralwärts von der erstgenannten und dicht am Rande der neugebildeten Ektodermkappe dort, wo dieselbe an das alte Gewebe grenzt (Fig. 5*n*). Die beiden letzten Zellgruppen sind meist am kleinsten, aber unter einander von

gleicher Größe; sie befinden sich zu beiden Seiten der Sagittalebene des Thieres und etwas dorsalwärts von dessen mittlerer Frontalebene, gleichfalls nahe am Rande der Ektodermkappe (Fig. 5 *c* zeigt die größte Durchschnittsfläche des einen dieser beiden Zellhaufen).

Bei weiterer Beobachtung merkt man ferner, dass sowohl die Zellgruppen in ihrer Gesammtheit als auch jedes der sie bildenden Elemente das Bestreben haben, eine ganz bestimmte Richtung einzuschlagen, und zwar zeigt die erstgenannte, größte Zellgruppe die Tendenz, dem geschlossenen Ende des Darmes entgegen zu wachsen (Fig. 5 *i* u. 6 *i*), während der ventral liegende, kleinere Zellhaufen der Durchschneidungsstelle des Bauchnervenstranges zustrebt (Fig. 5 *n*); die beiden kleinen, dorsolateral liegenden Zellgruppen lassen auf Kontrollquerschnitten erkennen, dass ihre Elemente sich beiderseits bemühen, einander entgegen zu wachsen.

Da sich nun im weiteren Verlauf dieser Processe ergiebt, dass die größte Zellgruppe den Kopftheil des Darmes, die ventrale aber das Bauchnervensystem regenerirt und die beiden kleinen, dorsolateral gelegenen Zellhaufen das Gehirnganglion wieder herstellen, so werde ich im Interesse einfacherer Ausdrucksweise diese Gebilde entsprechend obiger Reihenfolge kurz als »Intestinal«-, »Neural«- und »Cerebralanlagen« bezeichnen.

Mit der fortschreitenden Entwicklung dieser Anlagen sind nun aber auch schon anderweitige regenerative Veränderungen vor sich gegangen.

Zunächst ist es der Darm, welcher an seinem geschlossenen Ende einige neue Zellen gebildet hat, die durch stärkere Färbung und das dichte Zusammenstehen ihrer Kerne sich als neu entstanden erweisen; ihre Eigenschaft als Produkte der alten Darmzellen ist daran wahrzunehmen, dass sie von diesen letzteren durch keine Grenze getrennt, sondern mit ihnen innig verbunden und — abgesehen von der geringeren Größe — denselben auch ähnlich sind (Fig. 6 *id*).

Bei den Entwicklungsvorgängen in der Kopfzone der Naiden hat Semper (14) ebenfalls eine Neubildung von Seiten des alten Darmes konstatirt, welche aber dort im Auftreten einzelner »Zellnester« innerhalb der Darmwand besteht, die sich in der ganzen Länge des Darmes der Kopfzone zeigen. Hier dagegen ist nur ein einziger neuer Zellhaufen an der Amputationsstelle des Darmes zu sehen, und ich konnte bei meinen Untersuchungen »Zellnester« im Sinne Semper's weder an dem vorliegenden noch an anderen Präparaten entdecken.

Ferner hat in der Umgebung der Intestinalanlage dort, wo dieselbe aus dem Ektoderm hervorsprießt, mittlerweile eine Einwanderung einzelner Zellen stattgefunden, welche sich scheinbar ohne bestimmtes Ziel in den freien Raum der Leibeshöhle abseits von der Wachsthumsrichtung der Organanlagen begeben. Dem Aussehen nach unterscheiden sich diese Zellen von denen, welche in ihrer Gesammtheit die Anlagen repräsentiren, vorläufig nicht (Fig. 5*m*).

Auch an den Blutgefäßen ist in so fern eine Veränderung eingetreten, als in den durch das Wachsthum des Ektoderms vergrößerten Theil der Leibeshöhle einige Gefäßschlingen hineingewachsen sind; ob dieselben aber nur durch Proliferation der alten Zellen, aus denen sich die Blutgefäße zusammensetzen, entstanden sind oder ob auch bereits neu eingewanderte Zellen zu ihrer Entstehung beigetragen haben, kann ich mit Bestimmtheit nicht angeben (Fig. 4*v* zeigt den schrägen Durchschnitt eines Blutgefäßes).

Im weiteren Verlaufe der Regenerationsprocesse erreicht nun die ektodermale Neuralanlage die Schnittstelle des alten Bauchnervenstranges und tritt mit demselben dort in feste Verbindung (Fig. 7*nvs* u. 8*nvs*). Bald darauf gelangt aber auch die nunmehr zu einem soliden Strange ausgewachsene Intestinalanlage an die Amputationsstelle des alten Darmes, wo sich einige neue Zellen gebildet hatten, und verbindet sich dort mit demselben (Fig. 7*dvs* u. 8*dvs*; auch diese beiden Zeichnungen müssen hier einander ergänzen, da die Intestinalanlage durch das starke Wuchern der Blutgefäße Biegungen erlitten hat). Die Entwicklung der Cerebralanlage ist an diesem Präparat noch verhältnismäßig wenig fortgeschritten; da ich aber in demselben Stadium an Schnitten von anderen Objekten die Cerebralanlagen schon besser ausgebildet fand, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit dieser Anlagen individuellen Schwankungen unterworfen ist.

Nach Semper (14) kommt es bei dem Knospungsprocess am Kopfende der Naiden weder zur Bildung einer neuralen Ektodermverdickung noch zu der einer solchen Intestinalanlage, wie ich sie soeben beschrieben habe.

Der Umstand, dass zuerst der Nervenstrang und dann der Darm mit den entsprechenden Anlagen in Verbindung tritt, lässt sich bei Voraussetzung gleich schnellen Wachsthums der letzteren dadurch erklären, dass die Neuralanlage beim Wachsen keine so weite Strecke zurückzulegen hat, um die Durchschneidungsstelle des Bauchstranges zu erreichen, als die Intestinalanlage, um das Darmende zu gewinnen,

weil der Darm vermöge seiner Kontraktionsfähigkeit sich, wie früher erwähnt, nach der Amputation etwas centralwärts zurückgezogen hatte, was beim Bauchstrang nicht der Fall sein konnte, da diesem kontraktile Elemente abgehen. Die Zellen, welche der Darm an seiner Schnittstelle selbst producirt, kommen hier hinsichtlich der Begünstigung des schnelleren Verwachsens zwischen Darm und Intestinalanlage, wegen ihrer so geringen Anzahl, fast gar nicht in Betracht.

Eine Thatsache ist bei dem Regenerationsvorgange bezüglich des Verhaltens zwischen dem alten Darm und dem Bauchstrange an ihren Amputationsstellen entschieden auffallend. Während nämlich, wie bereits bemerkt, der Darm seinerseits doch wenigstens einige neue Zellen bildet, um die Reproduktionsprocesse gewissermaßen zu unterstützen, so habe ich an der Durchschneidungsstelle des Bauchstranges niemals auch nur eine einzige von ihm neugebildete Zelle entdecken können, sondern stets gefunden, dass sich das Bauchnervensystem immer nur aus denjenigen Zellen regenerirt, welche ihm von der bauchständigen Neuralanlage geliefert werden.

Im Gegensatze hierzu hat Semper (14) festgestellt, dass bei der Knospung der Naiden das vorderste centrale Rumpfganglion in die neugebildete Kopfzone hineinwächst.

Ein weiteres Stadium der Entwicklung zeigt nun, dass sich die Ektodermkappe immer mehr vergrößert und zwar in der Art, dass hier am Kopfende bei der Partie, welche sich dorsalwärts von der Intestinalanlage befindet, das Wachsthum am stärksten ist. Gleichzeitig wächst aber auch die strangförmige Intestinalanlage etwas in die Dicke, und die neurale Ektodermverdickung beginnt sich von den äußersten Schichten des Ektoderms abzuschnüren (Fig. 9 u. 10). An dem Präparat, welchem die Figur 9 entnommen ist, kann man nun konstatiren, dass die vorderen Partien der Neuralanlage sich bereits abgeschnürt haben, während die hinteren bis zur Amputationsstelle des alten Bauchstranges mit dem Ektoderm noch fest verbunden sind. Der Abschnürungsprocess der Neuralanlage muss demnach am Kopfende von vorn nach hinten verlaufen.

Dieses Verhalten dürfte aber zunächst aus folgendem Grunde befremden: die bisherigen Untersuchungen haben ergeben, dass der alte Bauchnervenstrang im Verlaufe der Regeneration an seiner Durchschneidungsstelle keine neuen Zellen bildet, sondern dass alle diejenigen Zellen, welche zum Wiederaufbau des Bauchnervensystems erforderlich sind, durch die Neuralanlage vom Ektoderm geliefert werden. Unter diesen Zellen sind diejenigen zweifelsohne die ältesten,

welche von der neuralen Ektodermverdickung aus direkt mit der Schnittstelle des alten Bauchstranges in Verbindung treten. Da man nun doch wohl annehmen sollte, dass der Abschnürungsprocess, wie am Schwanzende, bei den ältesten Zellen des regenerativen Gewebes beginnt und in der Richtung nach den jüngeren zu fortschreitet, so müsste dieser Process am Kopfende successive von hinten nach vorn verlaufen.

Es ist nun aber festgestellt worden, dass die Naiden bei der Regeneration am Kopfende immer nur fünf neue Segmente bilden, von denen bloß vier mit Bauchganglien versorgt werden. Ferner hat Semper nachgewiesen, dass im wachsenden Schwanzende der Naiden diejenigen Partien der neuralen Ektodermverdickung, welche an der Stelle liegen, wo die Abschnürung eben gerade begonnen hat, keine neuen Zellen mehr bilden und dass außerdem die spätere, während des Wachsthums der dazugehörigen Segmente erfolgende Verlängerung dieser Anlage des Bauchstranges lediglich durch Dehnung, mit welcher gleichzeitig eine Verdünnung dieses ursprünglich so dicken Stranges verbunden ist, nicht aber etwa durch weitere Neubildung von Zellen bewirkt wird.

Betrachtet man von diesem Gesichtspunkte aus in dem hier in Frage kommenden Regenerationsstadium die neurale Ektodermverdickung am vorliegenden Präparat (Fig. 9 *n* u. 10 *n*) hinsichtlich ihrer Dicke und berücksichtigt man gleichfalls, dass dieser verhältnismäßig stark entwickelte Zellhaufen späterhin nur vier Segmente mit nervösen Elementen zu versehen hat, so wird man zu der Überzeugung gedrängt, dass hier der Bildungsprocess von Neuralzellen aus dem Ektoderm bereits seinen Abschluss gefunden haben muss, und damit ist auch der Grund, wesshalb hier die Abschnürung von den älteren Zellen nach den jüngeren zu vor sich gehen müsste, — wie dies im wachsenden Schwanzende der Fall ist, wo die Neubildung von neuralen Zellen aus dem Ektoderm bekanntlich nie zum Abschluss kommt — vollständig hinfällig geworden, und es wird daher nicht mehr befremden, dass hier der Abschnürungsprocess der Neuralanlage an einer beliebigen Stelle, in diesem Falle also bei den jüngeren Zellen beginnt und nach den älteren, d. h. nach hinten zu fortschreitet.

In Betreff der Cerebralanlage lässt Fig. 10 erkennen, dass die Elemente derselben sich fester an einander geschmiegt haben, wodurch sie jetzt als ein birnförmiger Körper erscheint, dessen Stielende nach unten und vorn gerichtet ist. Auf Kontrollquerschnitten sieht man

in dieser Entwicklungsstufe, dass die Stielenden der beiden Cerebralanlagen direkt in das stark verdickte Ektoderm übergehen.

Das nächste Stadium der Regeneration kann man am besten an Querschnitten studiren. Hier zeigt es sich, dass von den Stielenden der Cerebralanlagen aus nach hinten zu kontinuirlich ventralwärts Zellen von der Innenfläche der Ektodermkappe in die Leibeshöhle hineinragen (Fig. 11 *com*). Diese Zellen repräsentiren in ihrer Gesammtheit zwei Wülste, welche von oben und vorn nach unten und hinten verlaufen, von denen aber auf der Zeichnung in Folge etwas schräger Schnittführung nur linkerseits eine solche zu sehen ist; dieselben treten nach der ventralen Richtung hin einander immer näher, indem ihre unteren Partien durch eine im Querschnitt halbmondförmige Platte (Fig. 12[1] *mp*) vom Ektoderm abgedrängt werden, bis sie schließlich nur noch durch einen ungefähr dreieckigen Zellhaufen von einander getrennt sind (Fig. 12[1] *i*). Die Zellen jenes unregelmäßigen, dreieckigen Haufens gehen ohne Grenze in die des Ektoderms über, und es steht außer allem Zweifel, dass wir es hier mit der Basis der Intestinalanlage zu thun haben, welche in Folge stärkeren Wachsens des dorsalen Theils der Ektodermkappe schon so weit nach unten gerückt ist. Ein anderer Schnitt, welcher die Region dicht hinter der Basis der Intestinalanlage getroffen hat, zeigt, dass diese beiden oben erwähnten, dorsoventral von vorn nach hinten verlaufenden Zellwülste direkt in eine median gelegene, ziemlich starke Ektodermverdickung übergehen, welche sich in diesem Stadium von den äußeren Zellschichten des Ektoderms bereits in ihrer ganzen Länge abgeschnürt hat, wie die weiteren Schnitte dieser Serie, von denen ich hier keine Zeichnung geliefert habe, deutlich ergeben (Fig. 13). Dass diese letztgenannte Ektodermverdickung (Fig. 13 *n*) nichts Anderes ist als die ursprüngliche Neuralanlage, leuchtet ein. Über ihr liegt die nach oben und hinten gebogene, einen längeren, soliden Strang repräsentirende, quer durchschnittene Intestinalanlage, deren Zellen sich bereits radiär zu ihrer Längsachse gestellt haben (Fig. 13*i*). Die beiden erstgenannten Zellwülste, welche also von der Cerebralanlage jeder Seite schräg nach unten und hinten verlaufen, in den oberen, vorderen Partien noch mit ihrer ektodermalen Matrix im Zusammenhange stehen, weiter unten in die Neuralanlage übergehen und dadurch die letztere jederseits mit der entsprechenden Cerebralanlage verbinden, bilden die Anlagen der Schlundkommissuren (Fig. 11, 12[1] u. 13 *com*).

Im Inneren der beiden Cerebralanlagen sowohl als auch im

dorsalen Theile der Neuralanlage und selbst schon in den Kommissuranlagen zeigt sich auf dieser Entwicklungsstufe eine schwach gefärbte Substanz, welche nicht aus zelligem Material besteht (Fig. 13 *nf*).

Bei weiterem Fortschreiten der Regenerationsprocesse tritt diese schwach gefärbte, zellenlose Substanz auf Sagittalschnitten noch besser hervor; sie ist hier vom Gehirnganglion bis an die Durchschneidungsstelle des Bauchstranges ohne Unterbrechung nachzuweisen (Fig. 14 u. 15 *nf*; sind zu kompensiren!) und zwar liegt sie in dem letzteren dorsal, im Gehirn aber fast central und ist in den Kommissuren nur von wenigen Zellen bedeckt. Diese Substanz erweist sich nunmehr als der neu entstandene Nervenfaserstrang.

Da ich denselben an allen Präparaten regenerirender Kopfenden, welche mir zu Gesicht kamen, stets, sobald an der Anlage des nervösen Apparates von diesem Faserstrang überhaupt etwas zu sehen war, vom Gehirn bis zur Schnittstelle des alten Bauchstranges hin verfolgen konnte, ohne dass ich innerhalb der Neuralanlage von irgend einer Stelle an eine Verdickung oder Verdünnung desselben bemerkt hatte (die Fig. 15, welche dieser letzten Behauptung scheinbar widerspricht, darf nicht Zweifel erregen, da der Schnitt durch das betreffende Präparat nicht genau sagittal, sondern etwas schräg gerichtet ist), so nehme ich an, dass die Bildung des neuen Nervenfaserstranges im großen Ganzen ziemlich gleichzeitig von statten geht, und da dieser Vorgang erst einsetzt, nachdem sich die Neuralanlage vom Ektoderm abgeschnürt hat, so ist auch kein Grund vorhanden, aus welchem hier als in einem abgeschlossenen Ganzen die Nervenfaserbildung nicht überall gleichzeitig stattfinden sollte.

Bald nach diesen Vorgängen zeigt sich auf Sagittalschnitten in der Anlage des Kopfdarmes von der Stelle an, wo dieselbe mit dem alten Darm verwachsen ist, bis zu der Gegend, in welcher die Kommissuren um die Darmanlage heruntreten, ein schmaler Spalt (Fig. 16*l*), der innerhalb der letzteren so gelegen ist, dass sich ventral von ihm eine nur zweischichtige Zellenlage befindet, während das Gros der Zellen dorsalwärts liegt. Das Auftreten dieses Spaltes bedeutet den Anfang der Lumenbildung in der Intestinalanlage.

Im Anschluss hieran entsteht auch bald dort, wo der Intestinalstrang in das Ektoderm übergeht, an der Außenseite des letzteren eine Einbuchtung, welche schließlich so tief wird, dass sie in den Spalt der Intestinalanlage einmündet und dadurch die Verbindung zwischen der alten Darmhöhle und dem umgebenden Medium herstellt. Diese so weit gediehene Anlage des Intestinalapparates bildet

sich durch Auftreten von Längsfalten, Muskelfasern und Flimmerhaaren zum Pharynx aus, und nun braucht das Nervensystem und der Verdauungstractus nur noch eine gewisse Länge zu erreichen, um als vollständig regenerirt gelten zu können.

Die Entstehungsweise des Sehnerven einschließlich der »Augen«, sowie die Verbindung der »Seitenlinien« mit dem Gehirnganglion habe ich nicht verfolgt.

Wie ich im litterarischen Theil dieser Arbeit angab, entsteht nach Semper (14) bei der Knospung der Naiden der Schlundring und das obere Schlundganglion aus dem »Keimstreifen«, also offenbar aus einer Ektodermverdickung; außerdem aber sollen sich an der Bildung des dorsalen Theils des Schlundringes auch noch zwei »Sinnesplatten« betheiligen, welche gesondert aus dem Ektoderm entstehen. — Dass Gehirnganglion und Schlundkommissuren aus ektodermalen Anlagen hervorgehen, glaube ich für meine Versuche nachgewiesen zu haben; es ist mir aber nicht gelungen, zu konstatiren, dass sich an dem Aufbau des dorsalen Theils des Schlundringes, also des Gehirnganglions, noch zwei »Sinnesplatten«, wie sie Semper beschreibt, betheiligen.

Auch die weitere Ausbildung des Schlundes scheint nach meinen Resultaten bei dieser Art der Regeneration eine einfachere zu sein als sie Semper (14) für die Knospung der Naiden festgestellt hat. Dort entsteht die Pharyngealhöhle durch Vereinigung zweier Kiemenganghöhlen mit dem ursprünglichen Darmlumen. Einen derartig komplicirten Vorgang habe ich hier nicht entdecken können, sondern nur gefunden, dass die Zellen der Intestinalanlage durch Auseinanderweichen und weiterhin durch einfache Faltenbildung dem Schlundkopf seine definitive Form verleihen.

β. Schwanzende.

Durch die genaue Beschreibung der Regenerationsprocesse des Neural- und Intestinalapparates am Kopfende ist aber auch der Verlauf derselben für das Schwanzende im Allgemeinen angegeben. Nur existiren hier einige geringfügige Abweichungen, welche ich im Folgenden besonders hervorheben will, die sich aber eigentlich von selbst verstehen.

Bald nach dem Beginn der Einwanderung ektodermaler Zellen von der Innenfläche der Ektodermkappe her kommt es nämlich auch am Schwanzende zur Bildung von Zellgruppen, deren hier aber nur zwei vorhanden sind. Die größere dieser beiden Gruppen liegt genau

in der Längsachse des Thierkörpers und entspricht der erstgenannten Zellgruppe am Kopfende; die zweite, kleinere Gruppe liegt ventral von jener, dicht am Rande der Ektodermkappe und bildet das Analogon des zweitgrößten Zellhaufens am Kopfe.

Die dorsal liegende Zellgruppe wächst nun der Amputationsstelle des alten Darmes entgegen und erweist sich dadurch als die hintere Intestinalanlage, während die ventrale Gruppe der Durchschneidungsstelle des alten Nervenstranges entgegenwuchert und daher als hintere Neuralanlage anzusprechen ist. Fig. 5 und 6 veranschaulichen diese Vorgänge, nur muss man dort die Cerebralanlage ignoriren und die Intestinalanlage sich etwas höher gelegen denken.

Auch am Schwanzende bildet der alte Darm von seiner Schnittstelle aus einige neue Zellen; ferner wandern abseits von der Intestinalanlage einzelne Zellen in die Leibeshöhle, und eben so treten auch hier bereits Blutgefäße in dem neuen Theile auf.

Ganz erheblich früher als am Kopfende erreicht hier aber die Intestinalanlage den alten Darm, und ziemlich zu gleicher Zeit die Neuralanlage den alten Nervenstrang (vgl. Fig. 7 u. 8). Unterdessen wächst die neue Ektodermkappe immer mehr, aber im Gegensatze zum Kopfende an allen Seiten ziemlich gleichmäßig, so dass eine Verschiebung der Basis der Intestinalanlage in ventraler Richtung hier nicht stattfindet.

Nach sehr kurzer Zeit bekommt nun diese hintere Intestinalanlage in derselben Weise wie die des Kopfendes ein Lumen, welches mit dem des alten Darmes in Verbindung tritt. Gleichzeitig bildet sich auch an der äußeren Fläche der Ektodermkappe dort, wo nach innen zu die Basis des Intestinalstranges liegt, eine kleine Einbuchtung, welche immer tiefer wird, bis sie schließlich nach Perforation der betreffenden letzten Zellschicht als fertige Analöffnung die Kommunikation zwischen Darmhöhle und Außenwelt vermittelt (Fig. 17^1 *a*).

In demselben Maße wie die Ektodermkappe wächst aber auch die Neuralanlage in die Länge, und es beginnt an letzterer alsbald der Abschnürungsprocess, welcher hier von vorn nach hinten vor sich geht, aber in Folge fortwährender Neubildung von Segmentanlagen nie aufhört, sondern kontinuirlich stattfindet (Fig. 17^1 u. 17^2).

Weiterhin tritt auch in dem dorsalen Theile der neuralen Ektodermverdickung eine weniger stark gefärbte, nicht aus Zellen bestehende Masse auf, die ohne deutliche Grenze an der Durchschneidungsstelle der Nervenfasern des alten Bauchstranges beginnt, nach hinten zu

aber immer dünner wird, um schließlich in der Gegend, wo die Neuralanlage noch mit dem Ektoderm in Verbindung steht, ganz zu verschwinden. Dieses Gebilde stellt den neuen Nervenfaserstrang dar (Fig. 17[1] und 17[2] *nf*).

Auf dieser Stufe der Regeneration sind nunmehr im Hinterende dieselben Bedingungen für das weitere Fortwachsen desselben gegeben, wie im normalen wachsenden Schwanzende, und alle folgenden Processe verlaufen von jetzt ab hier thatsächlich auch eben so wie dort.

Ich kann es an dieser Stelle nicht unterlassen, auf die Erörterung der Frage näher einzugehen, ob sich der gesammte Bauchnervenstrang wirklich bloß aus dem Ektoderm entwickelt (Bülow, Randolph), oder ob nur die »Centralganglien« aus letzterem, die »Spinalganglien« dagegen aus den medial gelegenen Partien der Mesodermplatten entstehen (Semper).

Bei der Abhandlung über die Regeneration des Kopfendes habe ich diesen Punkt absichtlich nicht berührt, da ich kein Präparat erzielen konnte, welches diese Verhältnisse klar vor Augen führt; dies ist dadurch zu erklären, dass in den vier Kopfsegmenten die Entwicklungsvorgänge des Bauchstranges nicht hinter einander, sondern, wie ich mich überzeugen konnte, in Bezug auf die Segmentirung ziemlich gleichzeitig verlaufen, was ja auch mit der Bildungsweise des Nervenfaserstranges vollkommen im Einklange steht.

Anders sind die Verhältnisse am Schwanzende. Hier kann man an Querschnittserien in progressiver Reihenfolge von hinten nach vorn die einzelnen Entwicklungsphasen des Bauchnervensystems studiren, und ich will im Folgenden versuchen, die Entstehung des gesammten Bauchnervensystems aus dem Ektoderm durch Querschnittserien eines regenerirten Schwanzendes nachzuweisen.

An einer solchen Serie, deren Schnitte von hinten nach vorn angelegt sind, erscheinen die beiden Mesodermplatten, welche sich hier eben so wie im normalen wachsenden Schwanzende vorfinden, durch einen ganz scharfen, an keiner Stelle unterbrochenen Kontour bis zum 15. Schnitt vom Ektoderm getrennt.

Am 16. Schnitt (Fig. 18) sieht man nun im Bilde rechts diese scharfe Grenze an einer Stelle unterbrochen, und dort ganz deutlich eine Zelle über das Niveau derselben nach der Mesodermplatte zu hervorragen (Fig. 18[1] u. 18[2]; letztere Figur stellt diesen Vorgang erheblich vergrößert dar).

Der 17. Schnitt (Fig. 19) zeigt wieder deutlich jenen scharfen Kontour zwischen Ektoderm und Mesoderm.

Der 18., hier nicht abgebildete Schnitt lässt etwas undeutlich auf beiden Seiten unterhalb der Mesodermplatten das Einwandern von Ektodermzellen über die scharfe Grenze hinaus erkennen.

Schnitt 19, welcher bildlich ebenfalls nicht wiedergegeben ist, zeigt hinsichtlich der scharfen Linie zwischen Ektoderm und Mesoderm wiederum dasselbe Bild wie Schnitt 17 (Fig. 19).

Am 20. Schnitt (Fig. 20[1]) sieht man zu beiden Seiten der Medianlinie von der neuralen Ektodermverdickung aus ganz deutlich Zellen, welche die ekto-mesodermale Grenze durchbrochen haben, in das Innere der Leibeshöhle eintreten. Fig. 20[2] veranschaulicht diesen Vorgang der rechten Seite stark vergrößert.

Der 21. Schnitt ist nun der letzte dieser Serie, in welchem zwischen Ektoderm und Mesoderm ein Kontour auftritt, der an keiner Stelle eine Unterbrechung erleidet. Alle weiteren Schnitte stellen die beiden Seitentheile der Neuralanlage immer stärker entwickelt dar, bis schließlich der 27. Schnitt ein Bild vor Augen führt, wie es Fig. 21 wiedergiebt.

Die Deutung dieser Zeichnungen dürfte nicht schwierig sein:

Fig. 18 zeigt die Stelle, wo gerade eine Zelle der Neuralanlage im Begriff ist, durch Hervorwuchern über das Niveau ihres centralen Theiles die Anlage des hintersten, jüngsten, rechtsseitigen Spinalganglions zu bilden.

Fig. 19 hat in Folge eines glücklichen Zufalls gerade den interganglionären Raum zwischen diesem letzten und dem vorletzten Spinalganglion in seiner ganzen Ausdehnung getroffen.

Der hier nicht abgebildete 18. Schnitt trifft wieder die Anlage eines Spinalganglienpaares und Schnitt 19 alsdann den Zwischenraum zwischen diesem Ganglienpaare und dem drittletzten.

Fig. 20 lässt nun deutlich die Entstehung der beiden drittletzten Spinalganglien erkennen und Fig. 21, in der die letzteren fast schon ihre definitive Form besitzen, erbringt gewissermaßen den Beweis dafür, dass diese seitlich hervorgewucherten Zellen auch wirklich zu nichts Anderem als zur Bildung der Spinalganglien verwendet worden sind.

An der Hand dieser Ergebnisse kann ich mich der Ansicht nicht verschließen, dass bei den regenerirenden Schwanzenden der Naiden das gesammte Bauchnervensystem aus dem Ektoderm entsteht, und da bei Individuen derselben Species ein Organsystem in den vorderen

und hinteren Körperpartien nur aus eben demselben Primitivorgan hervorgehen kann, so muss ich annehmen, dass auch am regenerirenden Kopfende der Naiden das ganze Bauchnervensystem ektodermalen Ursprungs ist.

b) Regeneration der mesodermalen Partien.

Wie bereits mehrfach erwähnt wandern sowohl am Kopf- als auch am Schwanzende nach dem ersten Entwicklungsstadium der Intestinalanlagen in der Nähe der letzteren Ektodermzellen in das Innere der ehemals durchschnittenen Leibeshöhle (Fig. 5 *m*). In vorgerückteren Stadien der Regeneration kann man nun konstatiren, dass diese Zellen die Richtung seitlich von den Intestinalanlagen einschlagen und sich hier an die Körperwand anlegen. Fig. 12^1, 12^2 und 14 *m* expliciren diese Verhältnisse für das Kopfende und Fig. 22^1 und 22^2 *m*, die einen Frontalschnitt wiedergeben, welcher der Partie dicht unter der hinteren Intestinalanlage entnommen ist, für das Schwanzende.

Jene Zellen rücken allmählich näher zusammen und bilden auf diese Weise zwei Platten, welche nun in gleichem Maße wie die Ektodermkappe mit ihren Derivaten in die Länge wachsen, indem ihren distalen Enden fortwährend neue Zellen angereiht werden, die ihren Ursprung aus dem Ektoderm an der Stelle nehmen, wo dasselbe in die Intestinalanlage, also in das Entoderm übergeht. Die Platten sind von dem Ektoderm, dem sie anliegen, sowie auch von der Neuralanlage durch scharfe Kontouren geschieden und nur dort, wo ihre Elemente dem Ektoderm entsprießen, stehen sie mit diesem in Zusammenhang. Im Querschnitt haben diese Platten eine halbmondförmige Gestalt, dorsalwärts erreichen sie ungefähr die Höhe der oberen Grenzlinie des Darmes und ventralwärts stoßen sie dicht an die neurale Ektodermverdickung an (Fig. 13 u. 20^1 *mp*). Aus diesen Angaben geht hervor, dass wir es hier mit den Mesodermplatten zu thun haben, welche sich auch im normalen, wachsenden Schwanzende der Naiden vorfinden.

Semper (14) lässt die Mesodermplatten im wachsenden Schwanzende aus dem Ektoderm entstehen, Bülow (3) leitet sie von der Übergangsstelle des Ektoderms in das Entoderm ab, und Randolph (12) führt ihren Ursprung auf die »Neoblasten« zurück.

Für die Entstehungsweise des Mesoderms im Anschluss an meine Experimente scheinen mir Fig. 22^1 u. 22^2 die meiste Beweiskraft zu besitzen. Aus ihnen geht deutlich hervor, dass das Mesoderm

seinen Ursprung allerdings an der Stelle nimmt, wo Ektoderm und Entoderm in einander übergehen; da aber die Bildungsstätte des Mesoderms doch noch in einer Zellenregion liegt, deren Elemente ihrem Aussehen nach ausgesprochen ektodermalen Charakter tragen, so sehe ich mich veranlasst, das Mesoderm als einen Abkömmling des Ektoderms aufzufassen.

Nach Beginn des Abschnürungsprocesses der beiden Neuralanlagen haben die Mesodermplatten bereits eine beträchtliche Länge erreicht. Ein Sagittalschnitt, welcher eine solche Platte in ihrer ganzen Ausdehnung trifft, lässt erkennen, dass in derselben ein eigenartiges Arrangement der sie bildenden Zellen stattgefunden hat. Die Zellen sind nämlich am Kopfende zu vier, am Schwanzende zu mehreren hinter einander liegenden Plättchen zusammengetreten, welche im Profil eine nahezu viereckige Gestalt besitzen und am Vorderende an Größe einander fast gleichen (Fig. 23 *mp*), am Hinterende dagegen von vorn nach hinten zu kleiner werden. Zwischen je zwei dieser Plättchen befindet sich eine mehr oder weniger deutliche, vertikal zur Längsachse stehende Zellreihe, welche dieselben scheinbar von einander trennt und deren oberste Zellen das Niveau des dorsalen Randes der Mesodermplatte meist überragen Fig. 23 *d*). Diese senkrechten Zellreihen erwecken die Vermuthung, dass sie Anlagen der Dissepimente sind, was sich späterhin auch bewahrheitet. An der Zeichnung, welche ich von der Mesodermplatte eines Kopfendes entnommen habe, sind diese Verhältnisse ausnehmend gut zu sehen. Das vorderste Zellplättchen stößt hier an die Rudimente des vom Schnitt zufällig noch getroffenen Kopfdarmes (Fig. 23 *i*), das hinterste dagegen an ein altes Dissepiment, vor dem der Amputationsschnitt gerade geführt worden war. Dass dieser Vorgang identisch ist mit dem Gliederungsprocess der Mesodermplatten, der auch im normalen, wachsenden Schwanzende der Naiden stattfindet, lässt sich hieraus unschwer erkennen.

Mittlerweile sind aber auch einzelne Mesodermzellen in verschiedenen einschichtigen Gruppen an die Innenfläche der neu gebildeten Körperwand, welche jetzt schon aus Epidermis und Ringmuskelfasern besteht, getreten. — Erstere hatte sich nämlich in der Zwischenzeit auf die Weise mit Ringmuskeln versehen, dass einzelne Zellen nach Abschnürung der Neuralanlage aus dem Ektoderm herausgewuchert sind, sich dann verlängert und quer zur Längsachse des Körpers an die Innenwand der Epidermis gelegt haben (Fig. 16 *rm*). — Jene zu einschichtigen Gruppen zusammengetretenen Mesoderm-

zellen sind alsdann am Kopf- und Schwanzende allmählich zu Längsmuskelplatten ausgewachsen, unter denen sich nun deutlich eine cardiale (Fig. 24 *cm*), eine neurale (Fig. 24 *nm*) und je zwei (dorso- und ventro- [Fig. 24 *cml* bezw. *nml*]) laterale Muskelplatten unterscheiden lassen. Am Kopfende verschmelzen die beiden dorsolateralen und die cardiale Platte sehr bald zu einer einzigen, während am Schwanzende das zuerst geschilderte Verhältnis bestehen bleibt.

Kurz bevor sich nun am Kopfende die Mundöffnung, aber lange nachdem sich am Schwanzende bereits die Analöffnung gebildet hat, sieht man an Transversalschnitten, dass die Elemente der ehedem seitlich gesehenen mesodermalen Zellplättchen zu einzelnen Haufen zusammenzutreten beginnen, und zwar ist diese Gruppirung in einem jeden der vier Plättchen am Kopfende gleichmäßig erkennbar, tritt dagegen am Hinterende, das in diesem Stadium schon dieselben Verhältnisse aufweist wie ein normales, wachsendes Schwanzende, in der Nähe der ehemaligen Amputationsstelle deutlicher hervor als weiter hinter derselben.

Am Kopfende arrangiren sich nun die Zellen innerhalb eines jeden dieser Plättchen im Querschnitt zu drei Zellhaufen. Zwei derselben liegen in der Lücke, welche sich zwischen Neural- und Ventrolateralmuskel befindet, derart, dass der größere Haufen an der Körperwand, der kleinere mehr nach innen zu gelegen ist (Fig. 24 *vb* u. 24 *sg*). Der dritte Haufen liegt zwischen dem Ventrolateralmuskel und der Muskelplatte, welche durch Verschmelzung der dorsolateralen und der cardialen Platte entstanden ist (Fig. 24 *sl*).

Am regenerirenden Schwanzende kommt zu diesen drei Zellhaufen noch ein vierter hinzu (Fig. 24 *db*); dieser liegt in der Lücke zwischen der cardialen und der dorsolateralen Muskelplatte, welche bekanntlich am Schwanzende nicht mit einander verwachsen.

Von den übrigen Zellen, welche nicht an der Bildung dieser Haufen theilnehmen, haben sich inzwischen einige an die Außenfläche des neuen Darmes angelegt (Fig. 24 *p*), andere dagegen sind mit den Blutgefäßen in Verbindung getreten (Fig. 15 *vz* u. 24 *vz*), und der Rest dieser Zellen befindet sich scheinbar ohne besonderes Ziel im freien Raum der Leibeshöhle (Fig. 16 *lz* u. 24 *lz*).

Im weiteren Verlaufe der Regeneration treten nun die beiden unteren Zellhaufen, welche zwischen der neuralen und ventrolateralen Muskelplatte liegen, mit dem Ektoderm dadurch in Verbindung, dass zuerst in den dem Ektoderm am nächsten gelegenen Haufen

Ektodermzellen hineinwachsen, welche späterhin die Bauchborsten ausbilden, während dieser selbst seine Eigenschaft als Borstenbeutel beweist; alsdann tritt auch der andere, centralwärts daneben gegene Zellhaufen, der in Fig. 24 nur rechts zu sehen ist, mit dem Ektoderm in Verbindung und bildet so das Segmentalorgan der entsprechenden Seite des betreffenden Segments. Der Haufen, welcher zwischen den beiden lateralen Muskelplatten liegt, von denen die dorsale vorn beiderseits mit der Cardialplatte verwachsen ist, erweist sich demnächst als Bestandtheil der Seitenlinie und der vierte Zellhaufen, der sich auf Querschnitten am Hinterende zwischen der cardialen und der dorsolateralen Muskelplatte gezeigt hatte, dokumentirt sich später, nachdem ebenfalls einige Zellen in ihn vom Ektoderm her hineingewandert sind, welche die langen Rückenborsten abscheiden, als Rückenborstenbeutel seines Segments.

Diejenigen Zellen, welche sich einzeln an den Darm angelegt hatten, bekommen nun mit der Zeit Pigment, so dass sie dann als »Leberzellen« anzusprechen sind. Die anderen zelligen Elemente, die an die Blutgefäße herangetreten waren, helfen dieselben weiter ausbilden. Die übrigen Zellen aber, welche sich frei und scheinbar ohne bestimmtes Ziel in der Leibeshöhle befinden, erweisen sich schließlich als identisch mit den in der Leibesflüssigkeit umher flottirenden zelligen Gebilden.

D. Neoblasten und Sexualorgane.

Endlich will ich nur noch kurz derjenigen Zellen Erwähnung thun, welche Semper als »Chordazellen«, Randolph als »Neoblasten« bezeichnet.

Zunächst muss ich bemerken, dass ich dieselben an regenerirenden Schwanzenden, sobald sich die Mesodermplatten hier zu entwickeln begonnen hatten, stets genau nachweisen konnte; sie liegen, wie Semper (14) für das wachsende Schwanzende angiebt, zwischen der Neural- und Intestinalanlage und lassen sich von den hinteren Partien des Schwanzendes bis zur Amputationsstelle hin verfolgen, so lange die Regenerationsprocesse in den Theilen, welche derselben zunächst liegen, ihren Abschluss noch nicht erreicht haben. Später konnte ich dort keine Chordazellen mehr entdecken; sie reichten dann eben nur so weit nach vorn wie im normalen, wachsenden Schwanzende (Fig. 18, 19 u. 20*ch*). In den regenerirenden Theilen des Kopfendes Chordazellen zu finden, ist mir dagegen niemals gelungen.

Was nun Randolph (12) hinsichtlich der Bedeutung seiner »Neoblasten«, also der »Chordazellen« Semper's angiebt, nämlich dass sie dazu da seien, um möglichst schnell wieder neues Mesodermgewebe zu bilden, sobald durch irgend einen Umstand dazu Veranlassung gegeben ist, hat sich bei meinen Regenerationsversuchen an den Naiden durchaus nicht bethätigt; denn ich hatte hier nie Gelegenheit zu konstatiren, dass von der Gruppe der Neoblasten aus sich jemals Zellen abzweigten oder zur Bildung von Mesodermgewebe beitrugen, und obwohl mitunter eine Theilung derselben stattfand, so behielten die daraus entstandenen Produkte ihren Platz doch beständig bei.

Über die Regeneration der Sexualorgane kann ich aus dem Grunde nichts berichten, weil ich die regenerativen Processe nur so weit verfolgt habe, bis alle anderen Organe sich wieder neu gebildet hatten. Es fanden zwar bei meinen Versuchen auch geschlechtsreife Thiere Verwendung, aber von einer Regeneration der Geschlechtsorgane konnte man zu der Zeit, als die anderen Organe bereits alle wieder hergestellt waren, noch nicht das Geringste sehen, und da diese ersteren, wenn sie überhaupt ersetzt werden, sich offenbar erst bedeutend später bilden, so habe ich die Regeneration derselben nicht mehr abgewartet.

IV. Zusammenstellung der Resultate.

Wenn ich nun die Ergebnisse meiner Forschungen in einigen kurzen Sätzen zusammenfasse, so lauten dieselben, abgesehen von ganz geringen Abweichungen unter den einzelnen Nais-Arten, folgendermaßen:

Bei den Regenerationsprocessen der Naiden, wie sie im Anschluss an die Amputation von Körpertheilen stattfinden, bildet sich das neue Ektoderm sowohl am Kopf- als auch am Schwanzende aus den alten Epidermiszellen an der Stelle, wo die Wundränder kurz nach der Durchschneidung zusammengetreten sind.

Das neue Ektoderm bekommt alsdann die Form einer zunächst einschichtigen, später aber mehrschichtigen Kappe, von deren konkaver Innenfläche her die Anlagen aller zu regenerirenden Gebilde in letzter Instanz ihren Ursprung nehmen.

Der neue Verdauungstractus entsteht als eine knospenartige Anlage, am Schwanzende in der Mittelachse des Körpers, am Kopfende etwas mehr ventralwärts, aus dem Ektoderm und wächst dann zu einem soliden Strange aus, dessen freies Ende die Richtung nach der Durchschneidungsstelle des alten Darmes einschlägt, der dort

seinerseits ebenfalls einige neue Zellen gebildet hat. Das freie Ende jenes ersteren erreicht schließlich den Darm und vereinigt sich mit ihm, so dass dieser nun mit der Ektodermkappe durch einen soliden Strang verbunden ist, zu dessen Entstehung der Hauptsache nach das neue Ektoderm und nur in äußerst geringem Maße der alte Darm selbst beigetragen hat. Dieser Strang bekommt späterhin ein Lumen, welches bald mit einer im Ektoderm entstehenden Einbuchtung konfluirt, so dass nun am Kopfende der Mund mit dem Pharynx und am Schwanzende der Anus mit dem Enddarm regenerirt und dadurch die vollständige Kommunikation der Darmhöhle mit dem umgebenden Medium wieder hergestellt ist.

Auch der gesammte Nervenapparat einschließlich der »Spinalganglien« entsteht aus dem Ektoderm, und zwar bildet sich am Kopfende das Gehirnganglion aus zwei knospenartigen Verdickungen der neuen Ektodermkappe, welche etwas dorsolateral von der Längsachse des Thierkörpers liegen und sich später erst vereinigen; an diese Gehirnanlagen schließen sich die der beiden Schlundkommissuren jederseits als wulstartige Ektodermverdickungen an und gehen dicht hinter dem Schlunde in eine stärkere, neurale Ektodermverdickung über, welche die Anlage des Bauchstranges repräsentirt. Die Zellen dieser letztgenannten Ektodermverdickung treten mit dem alten Bauchstrange, der seinerseits, im Gegensatze zu dem alten Darm, keine neuen Zellen producirt hat, an der Amputationsstelle in feste Verbindung. Von diesen Anlagen entsteht die cerebrale und neurale zuerst, die der Kommissuren dagegen etwas später.

Die weitere Entwicklung des Neuralapparates geht am Kopfende in der Art vor sich, dass die gesammte Anlage sich vollständig vom Ektoderm abschnürt und an ihr Nervenfasern auftreten, welche in den Gehirnanlagen ungefähr central, in der Anlage des Bauchstranges dorsal von dem zelligen Theile derselben liegen und in den Kommissuren nur von wenigen Zellen bedeckt sind. Diese Nervenfasern verbinden sich an der Amputationsstelle mit denen des alten Bauchstranges.

Am Schwanzende geht die Regeneration des Bauchnervensystems eben so vor sich, nur behält hier die Neuralanlage in ihren hinteren Partien den Zusammenhang mit dem Ektoderm bei, wie in jedem normalen, wachsenden Schwanzende.

Die Ringmuskelfasern entstehen gleichfalls aus dem Ektoderm, nachdem die Abschnürung der Neuralanlage stattgefunden hat, und zwar auf die Weise, dass einzelne Zellen aus dem Ektoderm in das

Innere der Leibeshöhle treten, sich an die Innenfläche desselben anlegen und quer zur Längsachse des Thieres in lange Muskelzellen auswachsen.

Die Borsten entwickeln sich dadurch, dass vom Ektoderm her in die Anlagen der Borstenbeutel Zellen hineinwuchern, welche ihrerseits allmählich die Borsten abscheiden.

Das neue Mesoderm entsteht aus Zellen, welche am Kopfende zu beiden Seiten der Intestinalanlage, am Schwanzende ebenfalls seitlich von derselben, nur etwas mehr ventralwärts, aus dem Ektoderm in die Leibeshöhle einwandern. Das Gros dieser Zellen gesellt sich nun, am Vorder- wie am Hinterende des Thieres, auf jeder Seite zu einer länglichen Platte zusammen, deren laterale Fläche konvex ist und sich an die Körperwand anlehnt und deren dorsaler Rand etwa das Niveau der oberen Grenzlinie des Darmes erreicht, während der ventrale hart an die Anlage des Bauchstranges stößt.

Bei diesen Mesodermplatten tritt am Kopf- und Schwanzende schon sehr früh der Länge nach eine Gliederung ein, derart, dass am Kopfende jede der Platten seitlich gesehen in vier hinter einander liegende, kleinere Plättchen von ziemlich gleicher Größe zerfällt, während am Hinterende ebensolche Plättchen in unbestimmter Anzahl entstehen, die aber hier, wie im wachsenden Schwanzende, nach hinten zu immer kleiner werden. Sowohl das hinterste dieser kleinen Plättchen am Kopfende als auch das vorderste derselben am Schwanzende grenzt mit seinem centralen Rande an die Durchschneidungsstelle des alten Gewebes.

Charakteristisch ist der Umstand, dass die Gliederung dieser Mesodermplatten an beiden Körperenden früher stattfindet, als die der sich gleichzeitig mit ihnen bildenden ektodermalen Neuralanlagen.

Aus den Mesodermplatten bilden sich nun am Kopfende ungefähr zu gleicher Zeit, am Schwanzende jedoch von der Schnittstelle aus in centrifugaler Richtung fortschreitend zuerst die Längsmuskelplatten, dann weiterhin Borstenbeutel, Segmentalorgane, Seitenlinien (letztere wahrscheinlich aber nur theilweise) und Dissepimente, sowie auch schließlich Leberzellen und Blutgefäße. Die Entwicklung dieser Organe geht hier durch Bildung einzelner Zellhaufen innerhalb jener Zellplättchen genau in derselben Weise vor sich, wie im wachsenden, normalen Schwanzende der Naiden, nur mit dem Unterschiede, dass dieser Regenerationsprocess am Kopfende nach Wieder-

herstellung der vier Kopfsegmente seinen Abschluss erreicht, wogegen am Hinterende aus sehr naheliegenden Gründen der eigentliche Regenerationsprocess ohne erkennbaren Absatz allmählich in den normalen Wachsthumsprocess übergeht, wie er im wachsenden Schwanzende der Naiden ständig stattfindet.

Überblicken wir nun nochmals die einzelnen Entwicklungsphasen bei diesen Regenerationsprocessen der Naiden, so können wir uns der Erkenntnis nicht verschließen, dass die Natur bestrebt ist, das neue Gewebe hier nicht aus dem alten Zellenmaterial direkt aufzubauen, sondern den Vorgang der Regeneration zunächst auf das Entwicklungsstadium der drei primären Keimblätter zurückzuführen, da ihre Zellen als embryonale Elemente eine ganz außerordentliche Differenzirungsfähigkeit besitzen, um dann aus diesen auf dem kürzesten und schnellsten Wege alle diejenigen Gewebe und Organe, deren das Individuum verlustig gegangen war, wieder aufs Neue erstehen zu lassen.

Breslau, im August 1897.

Litteraturverzeichnis.

1. Bonnet, Traité d'insectologie. II part. Paris 1745.
2. Braem, Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII. 1894.
3. Bülow, Die Keimschichten im wachsenden Schwanzende von Lumbriculus variegatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.
4. —— Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern. Arch. f. Naturgesch. Bd. I. 1883.
5. Dugès, Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranches. Ann. des Sc. natur. 1828.
6. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren. Kassel und Berlin 1885.
7. Giard, Y a-t-il antagonisme entre la Greffe et la Régénération? Extr. des Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie. Séance du 15. février 1896. Paris.
8. Hescheler, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. XXX. 1896.
9. Leuckart, Über die ungeschlechtliche Vermehrung von Nais proboscidea. Arch. f. Naturgesch. 17. Jahrg. 1851.
10. O. F. Müller, Von den Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771.
11. Quatrefages, Histoire naturelle des Annélés marins et d'eau douce. Paris 1865.
12. Randolph, The regeneration of the tail in Lumbriculus. Boston 1892.

13. Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insects. T. VI. Préface 1742.
14. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arbeiten a. d. zoologisch-zootom. Inst. Würzburg. Hamburg 1876.
15. —— Beiträge zur Biologie der Oligochäten. Ibidem. Würzburg 1877—78.

Erklärung der Abbildungen.

a, Anus; *c*, Cerebralanlage; *ch*, Chordazelle; *cm*, Cardialmuskel; *cml*, dorsaler Seitenmuskel; *com*, Kommissuranlage; *d*, Dissepimentzellen; *db*, Rückenborstenbeutel; *dvs*, Amputationsstelle des Darmes; *i*, Intestinalanlage; *id*, neugebildete Zellen des alten Darmes; *l*, Lumen; *lz*, lymphoide Zelle; *m*, Mesodermzelle; *mp*, Mesodermplatte; *n*, Neuralanlage; *nf*, Nervenfaserstrang; *nm*, Neuralmuskel; *nml*, ventraler Seitenmuskel; *nvs*, Amputationsstelle des Nervenstranges; *p*, Leberzellen; *rm*, Ringmuskelfasern; *sg*, Segmentalorgan; *sl*, Seitenlinie; *vb*, ventraler Borstenbeutel; *v*, Blutgefäß; *vz*, Zelle eines Blutgefäßes.

Tafel XIV und XV.

Die kolorirten Zeichnungen (Vergr. Oc. III, Obj. II Seibert) wurden mit dem Abbé'schen Zeichenapparat, die übrigen (Vergr. Oc. III, Obj. V Seibert) ohne Hilfsmittel entworfen.

Fig. 1—10. Sagittalschnitte durch Kopfenden. Fig. 1 u. 2. Verschluss der Wundränder. Fig. 3 u. 4. Entstehung der ektodermalen Zellkappe; Einwanderung von Zellen. Fig. 5 u. 6. Anordnung jener Zellen zu *c*, *i* und *n*; bei *id* neu gebildete Zellen des alten Darmes; *m*, abseits einwandernde Mesodermzellen. Fig. 7 u. 8. Verwachsung der Anlagen bei *nvs* und *dvs*. Fig. 9 u. 10. Senkung der Basis von *i*; Abschnürung von *n*.

Fig. 11—13. Transversalschnitte durch Kopfenden. Fig. 11. Entwicklung von *c* und *com* linkerseits. Fig. 12^1. Einwanderung von *m* (Fig. 12^2 vergrößert); Einschiebung von *mp*. Fig. 13. Auftreten von *nf* in *c* und *com*; radiäre Stellung der Zellen von *i*.

Fig. 14—16. Sagittalschnitte durch Kopfenden. Fig. 14 u. 15. Zusammenhang von *nf* in *c*, *com* und *n*; einwandernde *m*; *vz* bildet Blutgefäß. Fig. 16. *l*, Lumenbildung in *i*; Entstehung von *rm*.

Fig. 17^1 u. 17^2. Sagittalschnitt, Schwanzende. Regenerirter *a*; steter Zusammenhang von *n* mit dem Ektoderm; Verjüngung von *nf* nach hinten zu.

Fig. 18—21. Querschnitte durch Schwanzenden. Fig. 18^1 u. 18^2. Bildung des hintersten, jüngsten, rechtsseitigen Spinalganglions; Auftreten von *ch*. Fig. 19. Letzte interganglionäre Partie. Fig. 20^1. Entstehung der beiden drittletzten Spinalganglien. Fig. 20^2. Das rechtsseitige vergrößert. Fig. 21. Weiter vorn gelegenes Spinalganglienpaar.

Fig. 22^1 u. 22^2. Frontalschnitt durch Schwanzende. Seitliche Einwanderung von *m*.

Fig. 23. Sagittalschnitt, Kopfende. Zerfall der Mesodermplatten in vier kleinere Plättchen *mp* und Anlagen von Dissepimenten *d*.

Fig. 24. Transversalschnitt durch Schwanzende. Entwicklung von *nm*, *sg*, *vb* etc. aus den Mesodermplatten.

Die umseitig beschriebenen Untersuchungen wurden größtentheils im zoologischen Institut der Universität Breslau vorgenommen, und es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Direktor des Instituts, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Carl Chun, für gütige Unterweisung beim Anfertigen der Arbeit an dieser Stelle meinen innigsten Dank auszusprechen.

Eben so danke ich dem Privatdocenten Herrn Dr. F. Braem verbindlichst für die Anregung zur Bearbeitung dieses Themas.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1

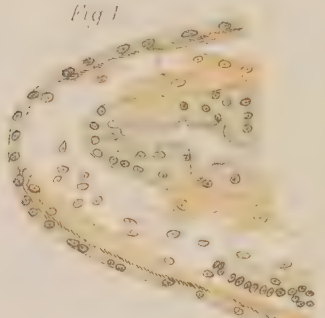


Fig. 2

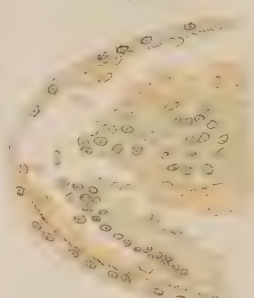


Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

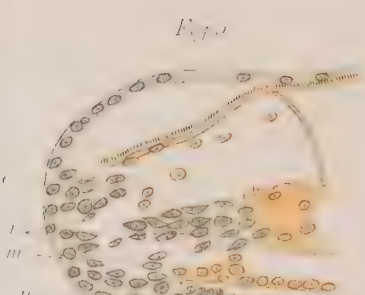


Fig. 6

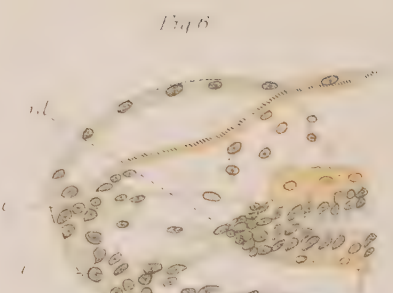


Fig.7

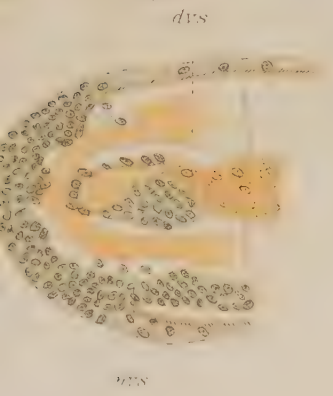


Fig.8

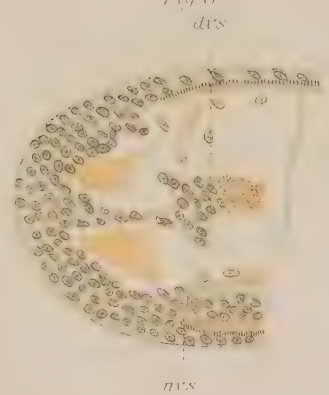


Fig.9

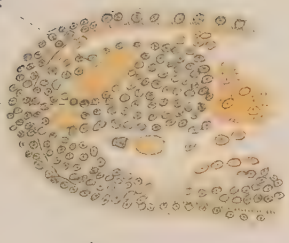


Fig.10.

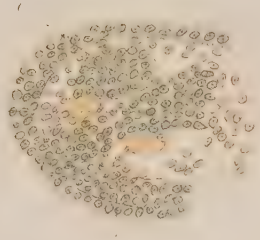


Fig.11

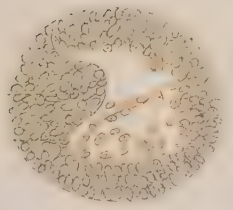


Fig.12.

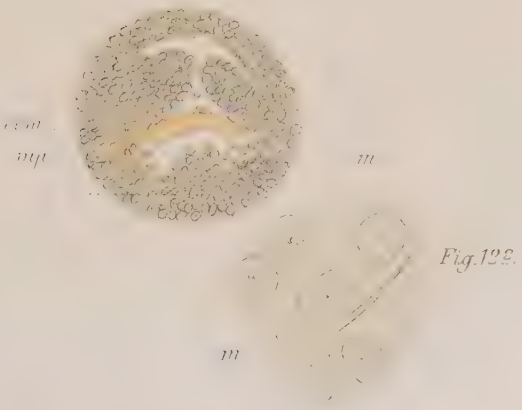


Fig. 13.

Fig. 14.

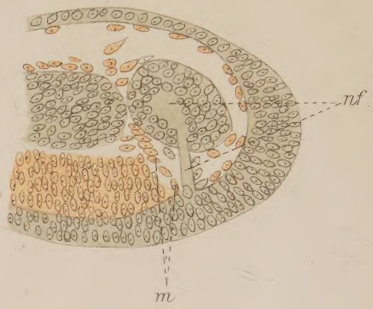


Fig. 15.

Fig. 16.

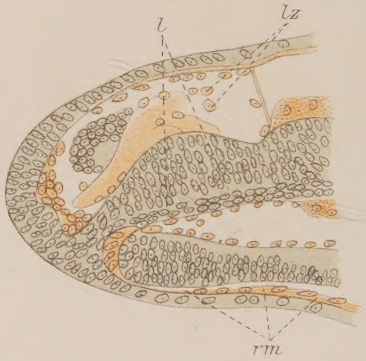


Fig. 17¹.

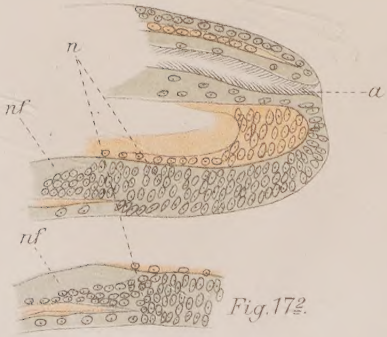


Fig. 17².

Fig. 18¹.

Fig. 18².

Fig. 19.

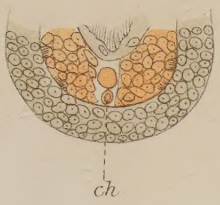


Fig. 20 1.

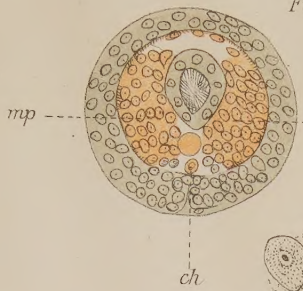


Fig. 20 2.

Fig. 21.

Fig. 22 1.

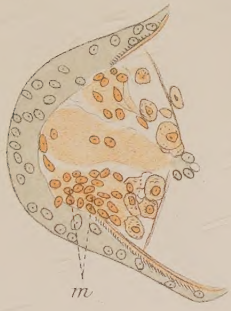
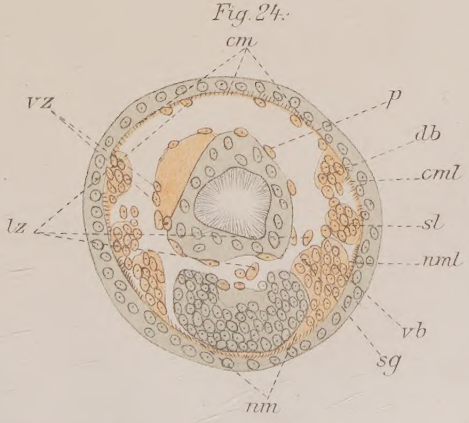


Fig. 22 2.

Fig. 23.

Fig. 24.



Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.